ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 41, 5, 2007

УДК 595.77

ИССЛЕДОВАНИЕ В РАСТРОВОМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ СЕНСОРНЫХ ОРГАНОВ НА АНТЕННАХ СЛЕПНЕЙ HYBOMITRA BIMACULATA И TABANUS BOVINUS (DIPTERA: TABANIDAE)

© В. П. Иванов

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
ivavla@rol.ru

Поступила 19.04.2007

Антенны *Hybomitra bimaculata* и *Tabanus bovinus* имеют одинаковое строение и состоят из 7 члеников. У этих видов слепней сенсорные органы антенн представлены одинаковыми морфологическими типами сенсилл. Не обнаружено никаких различий и в пространственном распределении сенсилл на антеннах. 1-й и 2-й членики антенн несут длинные и более короткие механорецепторные волоски. Остальные членики антенн снабжены 5 морфологическими типами сенсорных структур. Наиболее многочисленны среди них короткие тонкие ольфакторные волоски. В верхней части 3—7-го члеников антенн находится по нескольку трихоидных сенсилл, ближе к основанию 3-го членика расположена сенсорная зона, образованная сенсорными столбиковидными волосками. Дорсальный выступ 3-го членика снабжен трихоидными сенсиллами. На члениках антенн с 3-го по 7-й имеются целоконические сенсиллы.

Изучению сенсорных систем слепней уделяется большое внимание в связи с практическим значением этих насекомых, которые, будучи злостными кровососами и переносчиками возбудителей некоторых опасных инфекционных заболеваний, способны наносить существенный ущерб здоровью и хозяйственной деятельности человека. Нападение слепней на прокормителя представляет собой сложную поведенческую программу, состоящую из нескольких последовательных поведенческих реакций, в инициировании и реализации которых участвуют разнообразные сенсорные системы. В антеннах насекомых находятся органы обоняния, гигрорецепторы, механорецепторы и рецепторы других сенсорных модальностей, участвующие в регуляции поиска прокормителя и предпочитаемых определенных участков на теле прокормителя для питания. Поэтому работы по изучению сенсорных органов на антеннах слепней представляют определенный интерес для разработки биологически обоснованных комплексных мероприятий, направленных на снижение численности этих насекомых и минимизацию наносимого ими ущерба.

Антеннальные сенсорные органы слепней остаются недостаточно изученными. Исследования строения и ультраструктурной организации рецепторов антенн и ротовых придатков выполнены лишь на нескольких видах этих насекомых (Frings, O'Neal, 1946; Чайка, 1975, 1981; Елизаров, 1978, и др.), и в этих работах уделяется внимание только отдельным типам сенсилл. С целью заполнения этого пробела в настоящей статье дается детальное описание пространственного распределения и ультраструктурных особенностей антеннальных сенсилл у двух видов слепней, относящихся к разным родам и имеющих во многом сходные стратегии репродуктивного и пищевого поведения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для изучения топографического распределения и ультраструктурных особенностей сенсорных органов на антеннах слепней послужили сборы этих насекомых, проводившиеся в 1993—1994 гг. на биологической станции Зоологического института РАН в Себежском р-не Псковской обл. Самки слепней *Hybomitra bimaculata* Macq., 1826 и *Tabanus bovinus* Loew, 1858 были отловлены в период их нападения на прокормителя.

Приготовление препаратов для изучения в растровом электронном микроскопе состояло в отделении головной капсулы от тела насекомого и последующего ее приклеивания на специальный металлический предметный столик. На предметный столик методом катодного напыления напыляли в вакуумном приборе тонкий слой платины для создания необходимой электрической проводимости препарата. Препараты исследовались в растровом электронном микроскопе Hitachi S-570.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У слепней антенны представляют собой пару подвижных членистых придатков, расположенных в передней области головы между фасеточными глазами под лобной частью головной капсулы. У *H. bimaculata* и *T. bovinus* они имеют одинаковое строение и состоят из 7 члеников (рис. 1, *1*, *2*). 1-й членик антенн, называемый скапусом, утолщенный, бочонковидный. 2-й (педицеллум) — значительно короче скапуса. 3-й членик утолщенный и снабжен в нижней части дорсальным выступом. Членики антенн с 4-го по 6-й цилиндрические, 7-й членик конусовидный с закругленной вершиной; вместе с 3 члеником они составляют жгутик (флагеллум) антенны.

У *H. bimaculata* и *T. bovinus* флагеллум и отчасти скапус и педицеллум покрыты микротрихиями, имеющими вид коротких, различных по длине конусовидных выростов с утолщенным основанием и сужающихся к вершине. Поверхность микротрихий ближе к основанию снабжена продольными бороздками, отсутствующими у наиболее коротких микротрихий.

Антенны *H. bimaculata* и *T. bovinus* оснащены одинаковыми морфологическими типами сенсорных органов. У *T. bovinus* антенны крупнее, чем у *H. bimaculata*, и соответственно несут большее число сенсилл каждого типа. Не обнаружено различий и в пространственном распределении антеннальных сенсорных органов. На скапусе и педицеллуме расположены длинные волоски B1 (трихоидные сенсиллы) с заостренной вершиной, более короткие жесткие волоски B2 (хетоидные сенсиллы) и утолщенные волоски

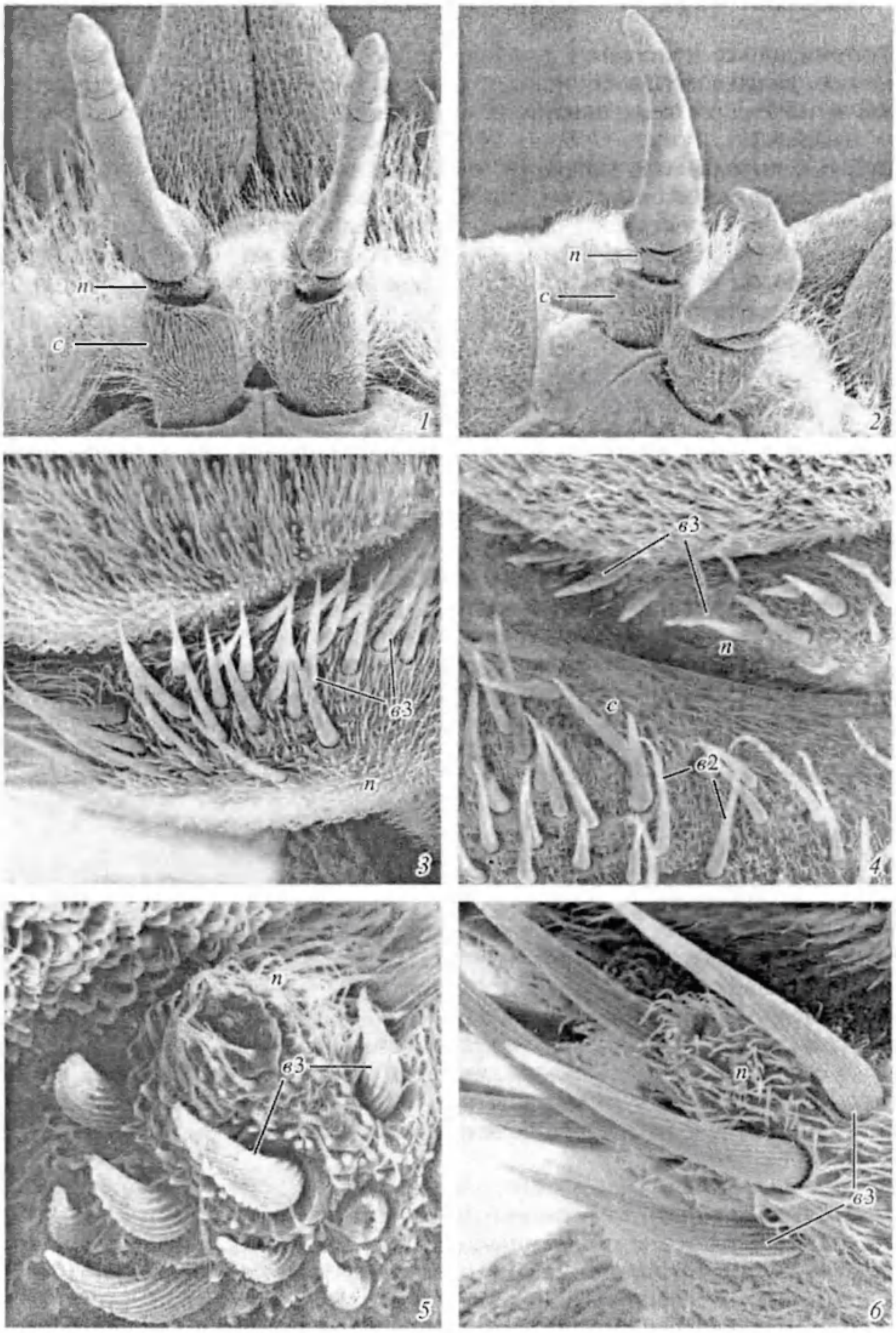

Рис. 1. Антенны *Tabanus bovinus* и *Hybomitra bimaculata* и сенсорные волоски на скапусе и педицеллуме антенн при большем увеличении.

1, 2 — строение антенн *T. bovinus* (*1*) и *H. bimaculata* (*2*), *1* — ×28, *2* — ×27; *3, 4* — сенсорные волоски в2 и в3 на скапусе (*с*) и педицеллуме (*п*) антенн *T. bovinus* (*3*) и *H. bimaculata* (*4*), *3* — ×225, *4* — ×240; *5, 6* — сенсорные волоски *в*3 на педицеллуме (*п*) антенн *T. bovinus* (*5*) и *H. bimaculata* (*6*) при большем увеличении, *5* — ×580, *6* — ×560.

Fig. 1. Antennae and sensory organs on antennal scapus and pedicle of *Tabanus bovinus* (*1, 3, 5*) and *Hybomitra bimaculata* (*2, 4, 6*).

В3 (трихоидные сенсиллы) (рис. 1, *3—6*). Сенсорные волоски В1 наиболее многочисленны и покрывают значительную часть скапуса. Волоски В2 и В3 расположены в нижней и верхней частях скапуса, образуя на его дорсальной стороне специальные сенсорные зоны, называемые волосковыми пластинками. Аналогичная группа волосков В2 и В3 имеется на дорсальной поверхности педицеллума. На поверхности волосков В3 видны продольные прямые и изогнутые бороздки, разделенные узкими овальными валиками. Длина сенсорных волосков В1, В2 и В3 и размеры кольцевидного соединительного валика, к которому прикреплен волосок, варьируют в сравнительно широких пределах.

На 3 членике антенн *H. bimaculata* и *T. bovinus* расположены тонкие сенсорные волоски В4 и В5 (базиконические сенсиллы) двух морфологических типов, различающиеся длиной волоска, столбиковидные волоски В6 (базиконические сенсиллы), погруженные папилловидные выросты В7 (целоконические сенсиллы) с закругленной или конусовидной вершиной, а также сенсорные волоски В3 и более тонкие бороздчатые сенсорные волоски В8 (трихоидные сенсиллы) (рис. 2, *1—6*). Сенсорные волоски В6 занимают нижнюю область 3-го членика антенн (рис. 2, *3*, *4*). Волоски В4 и В5 наиболее многочисленны и отсутствуют только ближе к основанию этого членика. Волоски В4 более длинные, чем волоски В5, и дуговидно изогнуты. На дорсальном выступе расположена группа волосков В3 и несколько волосков В8 (рис. 2, *1*, *2*). У *T. bovinus* она состоит из 15—19 волосков В5 и 3—5 волосков В8. Единичные волоски В8 имеются также в верхней части 3-го членика и на его боковой поверхности. Для сенсилл В6 характерна соединительная кольцевидная ячейка большего диаметра по сравнению с волосками В4 и В5, и эти сенсорные органы образуют компактную сенсорную зону в нижней части 3-го антеннального членика (рис. 2, *5*, *6*).

Членики антенн *H. bimaculata* и *T. bovinus* с 4-го по 7-й оснащены сенсорными волосками В4, В5, В8 и сенсиллами В7 (рис. 3, *1—6*). Волоски В4 и В5 покрывают всю поверхность этой части флагеллума, за исключением вершины апикального членика. В верхней части каждого из этих члеников расположено по нескольку сенсорных волосков В8, а на вершине флагеллума они представлены компактной группой, в которой у *T. bovinus* насчитывается от 10 до 15 волосков. Сенсиллы В7 расположены на всех члениках флагеллума, относительно немногочисленны и на вершине апикального членика образуют пространственно обособленную сенсорную зону.

Антенны насекомых относятся к специализированным придаткам тела, главная функция которых состоит в восприятии внешних раздражений. Они состоят из большего или меньшего числа члеников, соединенных эластичными соединительными мембранами, и снабжены скелетными мышцами, обеспечивающими автономную двигательную активность скапуса антенн. В антеннах расположены тактильные рецепторы, вкусовые и ольфакторные сенсиллы, гигрорецепторы и эпидермальные проприоцепторы, участвующие в регуляции разнообразных пищевых, конфликтных, репродуктивных и других поведенческих активностей. Проприоцепторы сигнализируют о появлении в наружных покровах механических сил растяжения и сжатия, возникающих вследствие пассивных или активных движений антенн. Для восприятия этих проприоцепторных стимулов служат специализированные механорецепторные сенсиллы и сложные сенсорные органы, состоящие из пространственно обособленной группы сенсорных волосков и получившие названия волосковых пластинок (Dethier, 1972; Иванов, 2000). Адекватным раздражителем для этих сенсорных органов служит кратко-

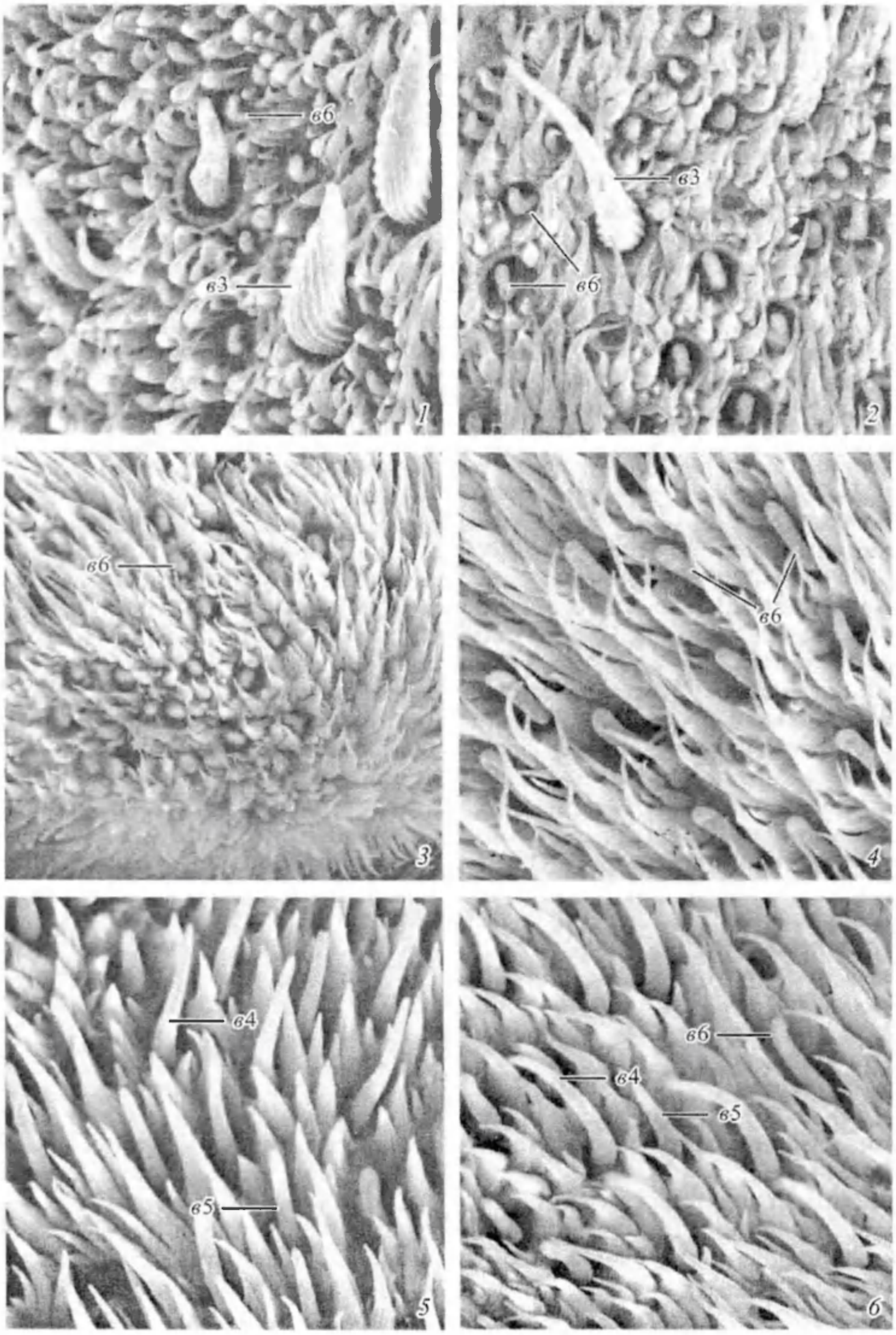

Рис. 2. Сенсорное оснащение флагелумма антенн *Tabanus bovinus* и *Hybomitra bimaculata*.

1, *2* — сенсорные волоски *В* 3 и *В* 6 на дорсальном выступе 3-го членика антенн *T. bovinus* (*1*) и *H. bimaculata* (*2*), *1* — ×840, *2* — ×910; *3*, *4* — сенсорные волоски *В*6 в нижней части 3-го членика антенн *T. bovinus*, *3* — ×760, *4* — ×1600; *5*, *6* — сенсорные волоски *В*4—*В*6 на 3-м членике антенн *T. bovinus* (*5*) и *H. bimaculata* (*6*), *5* — ×1400, *6* — ×1650.

Fig. 2. Sensory organs on the antennal flagellum of *Tabanus bovinus* (*1, 3, 4, 5*) and *Hybomitra bimaculata* (*2, 6*).

временное или длительное соприкосновение сенсорных волосков со смежным участком тела во время двигательных актов или в периоды покоя насекомого. В антеннах *H. bimaculata* и *T. bovinus* эту функцию выполняют волосковые пластинки, расположенные на скапусе в месте соединения его с головной капсулой и педицеллумом, а также аналогичный сенсорный орган, имеющийся на дорсальной поверхности педицеллума (сенсорные волоски В2 и В3; рис. 1). Сенсиллы волосковой пластинки различаются длиной волоска и характерным углом наклона волосков к наружным покровам. Такая морфологическая дифференциация волосков создает предпосылки для повышения точности доставляемой проприоцепторами информации о статических и динамических характеристиках адекватных раздражителей.

Одна из главных функций антенн насекомых состоит в восприятии ольфакторных раздражителей. Для этих раздражителей характерно исключительно большое разнообразие, что обусловливает участие ольфакторной рецепции в регуляции многих поведенческих реакций. Одоранты могут служить маркерами пищевых субстратов, половых партнеров, маршрутных трасс и других не менее важных сигнальных объектов окружающей среды. В антеннах насекомых обычно находится несколько морфологически различных сенсорных органов, участвующих в восприятии одорантов. Среди них имеются как рецепторы, реагирующие только на какой-либо один ольфакторный раздражитель, например на углекислый газ или половой феромон, так и рецепторы, сигнализирующие о действии более или менее широкого спектра пахучих веществ (Dethier, 1972; Елизаров, 1978; Иванов, 2000). У *H. bimaculata* и *T. bovinus* на антеннах имеется несколько морфологических типов сенсорных органов для восприятия дистантных химических раздражителей: сенсорные волоски В4—В6 и целоконические сенсиллы В7 (рис. 2, 3). Для этих насекомых характерна не только высокая морфологическая дифференциация хеморецепторных сенсилл, но и большая численность этих сенсорных органов.

У многих видов насекомых на антеннах обнаружены сенсорные волоски, которые служат для восприятия как вкусовых, так и тактильных раздражителей. В этих сенсиллах имеется одна механорецепторная клетка и несколько рецепторных клеток, способных реагировать на растворы вкусовых веществ (Dethier, 1972; Елизаров, 1978; Иванов, 2000). Эти сенсорные волоски немногочисленны и часто находятся в дистальной области члеников флагеллума. Аналогичными волосками оснащены антенны слепней *H. bimaculata* и *T. bovinus*. Они расположены на боковой поверхности флагелумма в дистальной части каждого из его члеников и на вершине апикального членика антенн (волоски В7; рис. 2, 3).

Наиболее важными сигнальными раздражителями, запускающими поведенческую программу нападения слепней на прокормителя, служат световые стимулы (см.: Виолович, 1968; Олсуфьев, 1977; Константинов, Ульянов, 1988). Как показало экспериментальное изучение, световые сигнальные раздражители имеют наибольшее значение и в пространственной ориентации этих насекомых при прокладывании протяженных маршрутных трасс на местности (Иванов, 1994, 1998, 1999). Вместе с тем поведенческие реакции поиска предпочитаемых для питания участков на кожных покровах прокормителей, вероятно, регулируются преимущественно с участием ольфакторных и вкусовых рецепторов, расположенных на антеннах и в области ротового аппарата слепней (Иванов, 2003).

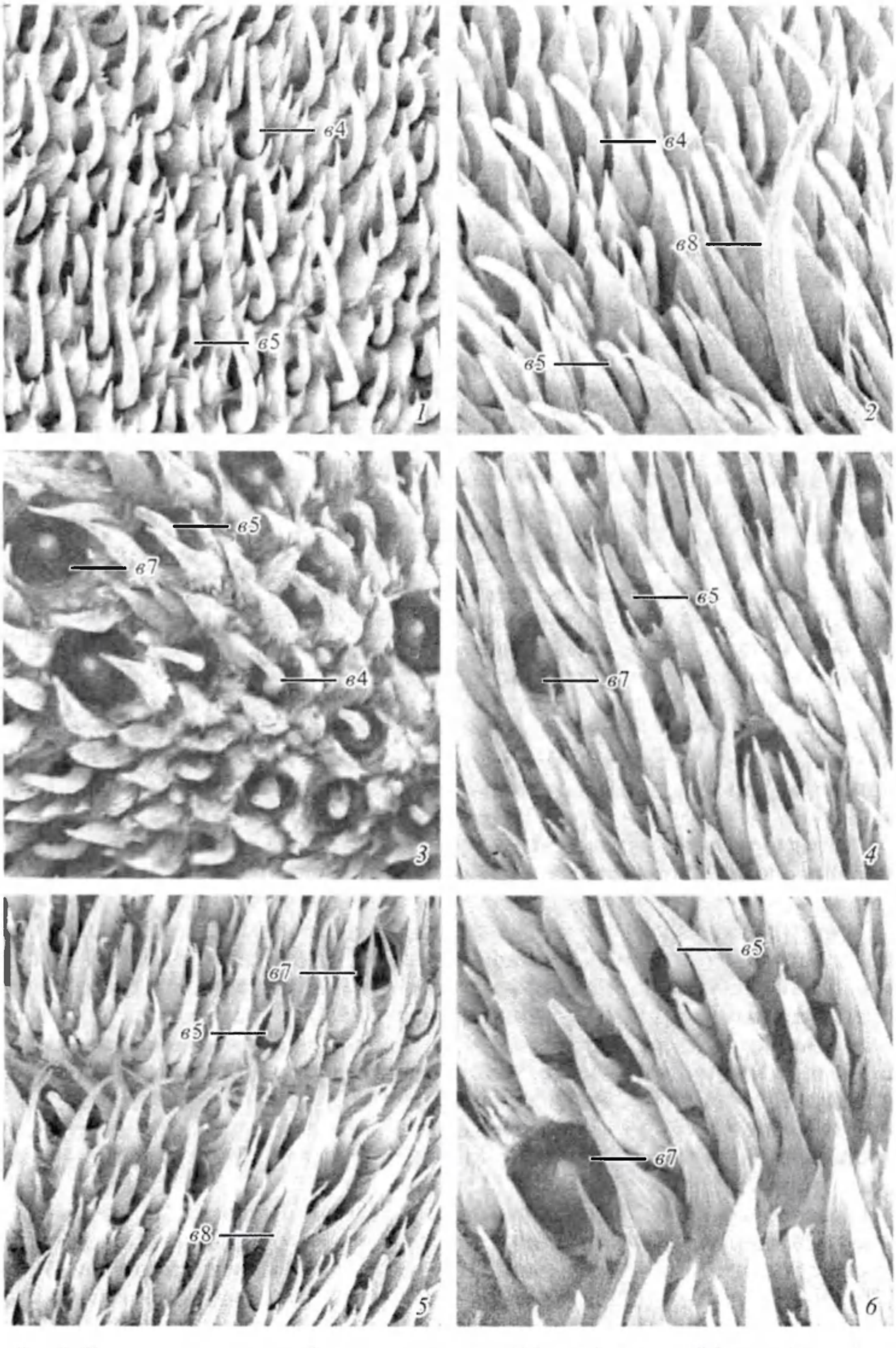

Рис. 3. Сенсорные органы на флагеллуме антеннн *Tabanus bovinus* и *Hybomitra bimaculata*.

1, 2 — сенсорные волоски *B* 4, *B* 5 и *B* 8 на 4-м членике антенн *T. bovinus* (*1*) и *H. bimaculata* (*2*), *1* — ×1050, *2* — ×1800; *3, 4* — сенсорные волоски *B* 4 и *B*5 и погруженные папилловидные выросты *B*7 на 4-м членике антенн *T. bovinus* (*3*) и *H. bimaculata* (*4*), *3* — ×1300, *4* — ×1250; *5, 6* — сенсорные волоски *B* 5 и *B* 8 и погруженные папилловидные выросты *B* 7 на 5-м членике антенн *T. bovinus*, *5* — ×780, *6* — ×1900.

Fig. 3. Sensory organs on the antennal flagellum of *Tabanus bovinus* (*1, 3, 5, 6*) and *Hybomitra bimaculata* (*2, 4*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показали, что в антеннах слепней *H. bimaculata* и *T. bovinus* имеется несколько морфологических типов сенсорных органов и наиболее многочисленны среди них ольфакторные сенсиллы. У *H. bimaculata* и *T. bovinus*, относящихся к разным родам, сенсорное оснащение антенн представлено одинаковыми морфологическими типами сенсилл. Не обнаружено никаких различий и в пространственном распределении антеннальных сенсорных органов, что, по-видимому, обусловлено сходством экологических и поведенческих адаптаций этих насекомых. Для *H. bimaculata* и *T. bovinus* характерны сравнительно большая скорость и дальность поискового полета, а также сходные стратегии репродуктивного и пищевого поведения (Скуфьин, 1958, 1959; Потапов, 1961; Лутта, 1970; Schultse et al., 1975; Sheppard, Wilson, 1976; Купрессова и др., 1977; Morgan et al., 1977; Sheppard et al., 1980; Веселкин, 1993; Константинов, 1993а, б, 1995).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований Российской академии наук (грант № 06-04-48538-а) и гранта президента РФ поддержки научных школ (№ НШ — 5563.2006.4).

Список литературы

Веселкин А. Г. 1993. Углеводное питание слепней Северо-Запада России. Паразитол. сб. 37 : 57—72.

Виолович Н. А. 1968. Слепни Сибири. Новосибирск: Наука. 283 с.

Елизаров Ю. А. 1978. Хеморецепция насекомых. М.: Изд-во МГУ. 232 с.

Иванов В. П. 1994. Экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней Hybomitra (Diptera, Tabanidae) в полевых условиях. Паразитология. 28 (5) : 364—372.

Иванов В. П. 1998. Сравнительное экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней Hybomitra (Diptera: Tabanidae) и шмелей Bombus (Hymenoptera: Bombinae). Паразитология. 32 (3) : 248—257.

Иванов В. П. 1999. Экспериментальные исследования этологических особенностей маршрутной ориентации слепней Hybomitra (Diptera: Tabanidae). Паразитология. 33 (4) : 290—303.

Иванов В. П. 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука. 279 с.

Иванов В. П. 2003. Поведенческие реакции слепней рода Hybomitra (Diptera: Tabanidae) при облете прокормителя и поиске места для кровососания. Паразитология. 37 (5) : 381—386.

Константинов С. А. 1993а. Дистанция нападения, дальность и характер суточного разлета слепней рода Hybomitra (Diptera, Tabanidae). Паразитология. 27 (5) : 419—426.

Константинов С. А. 1993б. Количественная оценка основных фаз нападения слепней (Tabanidae) на корову в естественных условиях. Паразитол. сб. 37 : 73—100.

Константинов С. А. 1995. Топографическая избирательность посадок и присасывания слепней (Diptera: Tabanidae) при нападении на крупный рогатый скот. Паразитология. 29 (5) : 361—369.

Константинов С. А., Ульянов К. Н. 1988. Влияние масти, возраста, размеров и поведения крупного рогатого скота на интенсивность нападения и присасывания слепней. Паразитология. 22 (6) : 488—495.

Купрессова В. Б., Савельева И. П., Шевякова Е. С., Ершов В. И. 1977. Некоторые особенности поведения слепней при поиске объектов питания. В кн.: Этология насекомых и клещей. Томск. 76—86.

Лутта А. С. 1970. Слепни Карелии. Л. 303 с.
Олсуфьев Н. Г. 1977. Слепни. Семейство Tabanidae. Л.: Наука. 436 с. (Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Нов. серия. 3 (2)).
Потапов А. А. 1961. К методике определения численности слепней и дальности их полета. Мед. паразитол. 50 (1) : 51—55.
Скуфьин К. В. 1958. Экология нападения слепней на добычу. Тр. Воронеж. ун-та. 45 (1) : 55—64.
Скуфьин К. В. 1959. Фенология, сезонная и суточная динамика лёта слепней (Tabanidae). Вопр. экологии. Киев. 3 : 54—63.
Чайка С. Ю. 1975. Некоторые закономерности эволюции обонятельного аппарата двукрылых. Журн. общ. биологии. 36 : 870—877.
Чайка С. Ю. 1981. Эволюция обонятельной системы кровососущих насекомых в зависимости от их биоценотических связей с хозяином-прокормителем. Журн. общ. биологии. 42 : 241—252.
Dethier V. G. 1972. The physiology of insect senses. L.; N. Y.: Methuen.
Frings H., O'Neal B. R. 1946. The loci and thresholds of contact chemoreceptors in females of the horsefly, Tabanus sulcifrons MACQ. Journ. Exp. Zoology. 103 (1) : 61—79.
Morgan N. C., Lee R. P. 1977. Vegetative barriers influence flight direction of saltmarsh greenheads. Mosq. News. 37 (2) : 263—267.
Schultse T. L., Hansons E. J., Trout J. R. 1975. Some environmental factors affecting the daily and seasonal movements of the saltmarsh greenhead, Tabanus nigrovittatus. Environ. Entomol. 4 (5) : 965—971.
Sheppard P. S., Wilson B. H. 1976. Flight range of Tabaniodae in the Lousiana bottomland hardwood forest. Environ. Entomol. 5 (4) : 752—754.
Sheppard P. S., Wilson B. H. 1980. Farthing B. R. Flight routes of Tabanidae in the Lousiana bottomland hard wood forests. Environ. Entomol. 9 (5) : 489—491.

INVESTIGATION OF THE SENSORY ORGANS ON ANTENNAE OF THE HORSEFLIES HYBOMITRA BIMACULATA AND TABANUS BOVINUS (DIPTERA: TABANIDAE) BY SCANNING ELECTRON MICROSCOPE

V. P. Ivanov

Key words: Tabanidae, *Hybomitra*, *Tabanus*, antennae, sensory organs, SEM.

SUMMARY

Sensory organs on the antennae of the horseflies *Hybomitra bimaculata* Macq. and *Tabanus bovinus* Loew are represented by the same morphological types of sensilla. Never differences in the topographical distribution of the sensilla on antennae have been also found, which can be explained by the similarity of ecological and behavioural adaptations of these insects. First and second antennal segments are found to be supplied with tactile hairs and proprioceptors. Other antennal segments bear sensory organs of several morphological types. Short thin olfactory hairs are most numerous among them. They are present on all segments of the antennal flagellum and belong to two morphological types different by the hair length. In the upper parts of the antennal segments from third to seventh several *sensilla trichoidea* are present, which probably serve as tactile and taste receptors.